dération qu'on leur accorde. Ainsi un modèle articulé 8 & 13 peut donner, en mailles normales, des superpositions aussi variées que 13, 21, 34, 47, 55, 60, 73, 76 orthostiques. Il n'y a aucune raison de fixer avec de Candolle le nombre des orthostiques à 55 plutôt qu'à 21 ou 13, pour n'étudier comme seules variables que les longueurs et les diamètres des rameaux.

Notre méthode empirique et pratique, bien que comportant encore certains aspects hypothétiques, dépasse beaucoup la méthode statique de C. de Candolle. Il semble que confrontée finement aux faits ontogéniques qui ne sont pas de notre spécialité, elle se prêtera, malgré la disgrâce actuelle et sans doute passagère de la phyllotaxie classique en France, à des enrichissements qui permettront de mieux connaître les plantes.

## REMARQUES SUR LE MÉMOIRE DE N. HALLÉ

## par Michel Guédès

Le travail de N. Hallé est inspiré d'idées neuves formées au contact direct de certains faits. Il est mené indépendamment des conceptions de la plupart des théoriciens, et même de la plupart des autres observateurs. Par là il évite la lourdeur de trop de productions savantes, mais il semble utile de placer ses résultats dans la perspective de l'ensemble des données phyllotaxiques, trop rarement exposées de nos jours au lecteur français.

Il n'est plus douteux depuis les observations de Church (1901, 1920) et de Hirmer (1931, 1934) que dans la plupart des cas de phyllotaxie spiralée, les orthostiques n'existent pas dans le bourgeon dont naît la tige. Comme le voulaient les Bravais (1837), les feuilles des tiges à phyllotaxie spiralée sont « curvisériées ». Les orthostiques, considérées dans le bourgeon, sont en fait des spires ou des hélices très redressées, qui assez souvent deviennent des génératrices de la tige après que celle-ci se soit allongée. Il y a cinq de ces spires dans le cas de la phyllotaxie quinconciale usuelle (fig. 15A) où l'angle de divergence est classiquement considéré comme valant 2/5 de circonférence, soit 144°. Ces spires ou hélices n'ont rien à voir bien entendu avec les hélices foliaires multiples envisagées par L. Plantefol et son école. Celles-ci sont des parastiques de contact. Dans le cas de la phyllotaxie quinconciale on peut tracer deux de ces parastiques dans un sens et trois dans l'autre, et l'un ou l'autre de ces deux ensembles est alors choisi, arbitrairement il faut le dire, comme ayant la valeur d'hélices foliaires « génétiques ».

S'il n'y a point d'orthostiques vraies, c'est que l'angle de divergence n'est pas en réalité une fraction rationnelle de la circonférence. Les mesures de Church et de Hirmer, puis celles de Fujita (1937, 1939, 1964) et de Leigh (1972) ont confirmé que les valeurs des angles de divergence observées dans les phyllotaxies diverses sont au moins en moyenne extrêmement proches de la valeur limite de la série de Fibonacci à laquelle appartient la fraction qui semble caractériser la phyllotaxie de la tige allongée. Une tige de phyllotaxie quinconciale, considérée à l'état de bourgeon, montre des angles de divergence de 137 à 138°, bien voisins de la limite de la série 1/2, 1/3, 2/5, 3/8 ... à laquelle appartient la fraction 2/5. Cette limite est de 137°30' environ. La phyllotaxie 3/8 appartient à la même série,

et l'angle de divergence y est le même au niveau du bourgeon apical. Chez les Conifères, où la phyllotaxie relève de fractions appartenant à des séries secondaires, les valeurs des angles de divergence sont pareillement très proches des limites des séries en question. Là encore, les Bravais avaient vu juste.

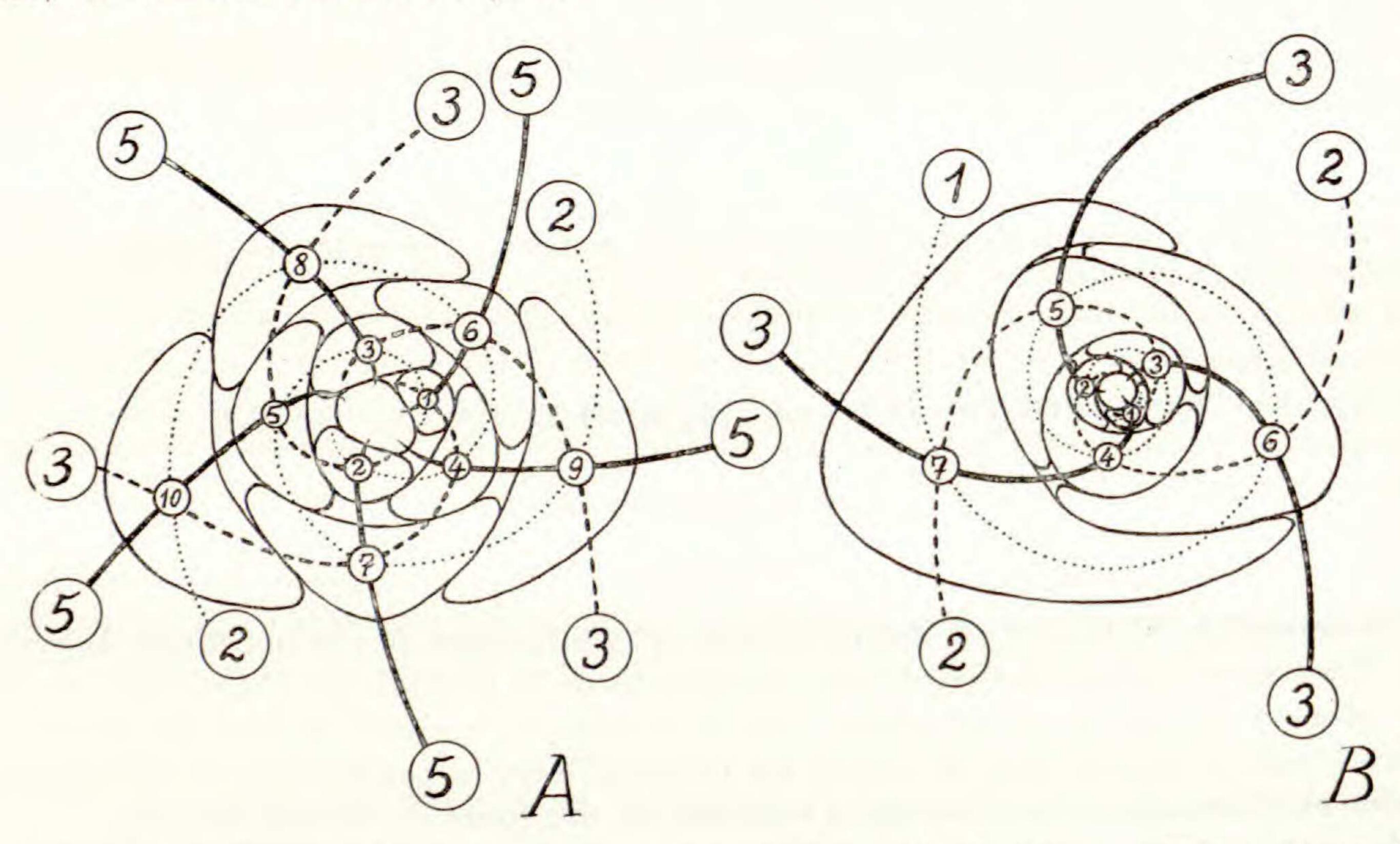


Fig. 15. — Coupes transversales de bourgeons apicaux (contours d'après Iterson, 1907, in Snow, 1955) :
A, Jasminum fruticans L., parastiques de contact d'ordre 2 et 3 (traits pointillés et interrompus), et 5 spirostiques (traits continus) ; B, Bellis perennis L., parastiques de contact d'ordre 1 et 2 (traits pointillés et interrompus), et 3 spirostiques (traits continus). — Nota : lors de l'allongement des tiges, les spirostiques deviennent des orthostiques plus ou moins nettes.

En somme, la phyllotaxie d'une tige à feuilles curvisériées ne peut nullement être caractérisée par son angle de divergence, qui est identique dans de vastes ensembles de phyllotaxies différentes. Elle doit plutôt l'être, comme le proposa Church (1901), par le nombre de parastiques de contact que l'on peut reconnaître dans le bourgeon apical, ou sur la tige allongée en considérant les rapports des segments foliaires. Le nombre de ces parastiques dans les deux sens dénote la densité de la disposition des ébauches foliaires et des feuilles, c'est-à-dire le résultat des relations qui existent entre leur taille, la rapidité de leur formation et l'accroissement diamétral et longitudinal de l'apex durant celle-ci.

N. Hallé considère donc à très juste titre que les orthostiques proprement dites sont d'un intérêt douteux, et utilise une caractérisation en termes de parastiques, mais il faut

bien voir qu'il ne s'agit pas de celle à laquelle Church nous a accoutumés.

Dans une phyllotaxie quinconciale, on décèle nous l'avons dit deux parastiques de contact dans un sens et trois dans l'autre, auxquelles correspondent cinq spirostiques, qui deviennent éventuellement cinq orthostiques sur la tige allongée (fig. 15A). Dans la notation de Hallé, au contraire, au système de 2 & 3 parastiques correspondent 3 orthostiques, parce que ces dernières sont obtenues artificiellement par l'allongement d'un modèle arti-

culé au cours duquel elles naissent par redressement des parastiques d'ordre 3. A ce moment, dans la tige à 3 orthostiques ainsi construite, on peut déceler une parastique de contact dans un sens, c'est la spirale unique, et deux dans l'autre.

Il est essentiel de souligner que l'étude directe des bourgeons menée par bien des auteurs depuis le début de ce siècle, montre qu'une tige à 5 orthostiques apparaît en fait à partir d'un bourgeon de 2+3 parastiques, qui présente aussi 5 spirostiques (fig. 15A). La nature elle-même nous indique que l'allongement de la tige redresse plus ou moins les 5 spirostiques en orthostiques, mais ne parvient point à transformer en orthostiques les parastiques d'ordre 3. Le cas d'une tige à 3 orthostiques est connu. Il se voit par exemple chez la Pâquerette (Bellis perennis L., fig. 15B) mais alors, déjà dans le bourgeon, on ne peut tracer que 1+2 parastiques, et on décèle trois spirostiques.

La notation de Hallé se concilie pourtant facilement avec la notation classique. Au lieu de considérer les deux systèmes usuels de parastiques de contact (2+3) dans le cas de la phyllotaxie quinconciale), il utilise le nombre le plus élevé de ces parastiques (3) et celui des spirostiques qui se transforment en orthostiques plus ou moins nettes. C'est ainsi qu'on peut rendre compte de sa manière d'écrire qu'à une tige possédant 3+5 « parastiques »

correspondent 5 orthostiques, alors qu'il en correspond classiquement 8.

Lorsque N. Hallé envisage un tassement de ses modèles, qui pourrait correspondre à un accroissement diamétral important de la tige non accompagné d'accroissement longitudinal, il voit sur son modèle à 8 & 13 « parastiques » apparaître 21 spirostiques, qui sont presque des orthostiques. Il arrive ainsi à la notation classique, dans laquelle, à la phyllotaxie 13/21 correspondent 21 orthostiques, et 8 + 13 parastiques de contact.

Il semble cependant que la phyllotaxie définitive de la tige soit toujours presque réalisée dans le bourgeon et ne soit modifiée que par son allongement plus ou moins marqué, qui peut faire apparaître des orthostiques à partir des spirostiques. Les formations caulinaires déprimées verticalement naissent de points végétatifs déjà déprimés sur lesquels les phyllomes apparaissent dans une position très voisine de leur position finale. La genèse d'ortho-

stiques par tassement ne semble pas être un processus naturel.

En ce qui concerne le mode d'approximation de la valeur de l'angle limite de divergence, on remarquera que la méthode de Hallé revient à déterminer les valeurs des angles d'une série de Fibonacci, soit la principale 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21 ..., qui se rapprochent évidemment de plus en plus de la limite en question. Elle revient à remarquer ensuite que les angles successifs de la série prennent des valeurs qui sont alternativement plus grandes et plus petites que la limite. Comme enfin les différences entre deux angles consécutifs vont s'affaiblissant, la moyenne de leurs valeurs est de plus en plus proche de la limite lorsqu'on considère des couples d'angles consécutifs plus avant dans la série, et elle en est plus proche que ces angles eux-mêmes. Cette moyenne est alternativement elle aussi plus grande et plus faible que la limite lorsqu'on la forme entre couples consécutifs.

Il n'existe pas, semble-t-il, d'argument solide pour attribuer une réalité physiologique aux parastiques de contact, quoiqu'on ait gratifié certaines d'un rôle « génétique » dont à juste titre on privait la spirale unique. Ce sont plutôt les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques dont elles proviennent chez les plantes à feuilles curvisériées, qui reflètent le véritable travail morphogénétique de l'apex. Celui-ci consiste, même chez les Phanérogames, à empiler, pour constituer la tige et les feuilles, des cellules descendant des deux à quatre initiales apicales de chaque histogène. Ces initiales

peuvent être remplacées de temps en temps par certaines de leurs filles, ou par des filles des initiales des histogènes adjacents, mais leur fonctionnement est généralement stable durant de longues périodes. Il est révélé par l'étude des tiges chimères chez lesquelles une ou plusieurs initiales sont mutées, ainsi que par conséquent les secteurs de tiges qui en proviennent. Ces organes révèlent que les descendants de deux initiales adjacentes servent souvent à former une seule et même feuille, dans laquelle la limite entre tissus normaux et mutés demeure remarquablement tranchée. Les observations essentielles sur ce sujet, trop peu connues, sont celles de H. Dermen et de ses collaborateurs : elles ont été brièvement passées en revue dans un opuscule récent (Guédès, 1979). Les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques de celles à feuilles curvisériées, sont donc d'un intérêt morphogénétique considérable.

On peut signaler pour finir que les faits décrits par N. Hallé à propos des écailles doubles de pins s'inscrivent parmi toute une série de données classiques concernant les phyllomes doubles qui peuvent se présenter dans la région de transition entre zones de phyllotaxie différente d'une même tige (voir par exemple Loiseau, 1969; Bugnon, 1973-1974). L'apex peut former une feuille double lorsque, après en avoir formé deux dans un certain secteur, il se dispose à n'en former plus qu'une en cet endroit, ou lorsque, après en avoir formé une, il se prépare à en produire deux dans cette même région, c'est-à-dire lorsque la phyllotaxie devient plus dense ou plus lâche. Le plus souvent, le phyllome double correspond à deux phyllomes qui, dans la position phyllotaxique passée ou à venir, ne sont pas formés consécutivement par l'apex. Un cas particulier remarquable, et connu depuis fort longtemps, est l'union partielle des deux feuilles des verticilles dimères de tiges à phyllotaxie opposée-décussée, préludant au passage de celle-ci à la phyllotaxie alterne-distique.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arnal, C., 1962. — La notion de nœud. Bull. Soc. bot. Fr., Mém. 1962 : 104-111.

Braun, A., 1831. — Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen ... Nova Acta phys.-med. Acad. Caesar. Leop. Carol, Nat. Cur., 15: 199-401.

1835a. — Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung ... Flora, 18: 145-160, 161-176, 177-191.

— 1835b. — Nachträgliche Erläuterungen zu meinem Aufsatz ... über Dr. Schimper's Vorträge. Flora, 18: 736-756.

Bravais, L., et A., 1837. — Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. Annls Sc. nat., Bot., 2e sér., 7: 42-110.

1839. — Essai sur la disposition des feuilles rectisériées. Annls Sc. nat., Bet., 2e sér., 12: 5-41, 65-77.

Bugnon, F., 1973-1974. — Sur la diversité dans l'organisation des bourgeons axillaires des feuilles doubles ... Bull. scient. Bourgogne, 29: 17-26.

Candolle, A. de, 1880. — La phytographie ... Paris.

Candolle, C. de, 1895. — Nouvelles considérations sur la phyllotaxie. Archs Sci. phys. nat., Genève: 27 p., tab. 2.

Снорат, R., 1911. — Principes de Botanique, 2e éd. Genève.

Сниксн, А. Н., 1901. — On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. London.

- 1920. On the interpretation of phenomena of phyllotaxis. Oxford bot. Mem. 6, réimpr. New York, Hafner, 1968.
- CORNER, E. J. H., 1949. The durian theory, or the origin of the modern tree. Ann. Bot., N. S., 13: 367-414.
- Cuénod, A., 1951. Du rôle de la feuille dans l'édification de la tige. Bull. Soc. Sci. nat. Tunis., 4: 3-15.
  - 1954. Les vraies spirales « foliaires » génératrices de la souche, de la tige et de la fleur. Bull. Soc. bot. Fr., 101 : 207-213.
- Cushman, J. A., et Y. Osawa, 1930. A monograph of the foraminiferal family Polymorphinidae recent and fossil. *Proc. nat. Mus. Smithsonian Inst.*, 77: 1-185.
- Dutrochet, H. J., 1843. Des mouvements révolutifs spontanés. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 17: 989.
- Emberger, L., 1960. Les végétaux vasculaires, 1. In: M. Chadefaud et L. Emberger, Traité de botanique systématique. 3 vol. Paris.
- Fujita, T., 1937, 1939. Cités d'après R. Snow, 1955.
- 1964. Phyllotaxis in Cuscuta. Bot. Mag., Tokyo, 77: 73-76.
- Guédès, M., 1979. Morphology of seed plants. Vaduz. Sous presse.
- Hallé, F., et R. A. A. Oldeman, 1970. Essai sur l'architecture et la croissance des arbres tropicaux. Paris.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman et P. B. Tomlinson, 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin.
- Hallé, N., 1979a. Sur une nouvelle méthode descriptive du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez Pinus L. et son intérêt taxonomique. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D: 59-62.
  - 1979b. Analyse du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez Pinus. Adansonia, sér. 2, 18 (4): 393-408.
- Hirmer, M., 1931, 1934. Cités d'après R. Snow, 1955.
- Leigh, E. G., 1972. The golden section and spiral leaf-arrangement. Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 44: 169-176.
- Lindley, J., 1835. An introduction to botany. 2e éd., London.
- Loiseau, J.-E., 1969. La phyllotaxie. Paris.
- Plantefol, L., 1947. La théorie des hélices foliaires multiples. Paris.
- Richard, A., 1852. Précis de botanique et de physiologie végétale ... 1re partie. Paris.
- Schimper, C. F., 1830. Beschreibung des Symphytum zeyheri ... Mag. Pharm., 28. Rés. français in : Bull. Sc., 21 : 442-445 (1830).
- Schlumberger, C., 1886. Note sur le genre Adelosina. Bull. Soc. zool. Fr., 11: 91-104.
  - 1893. Monographie des Miliolidées du golfe de Marseille. Mém. Soc. zool. Fr., 6: 199-222.
  - 1905. Deuxième note sur les Miliolidées Trématophorées. Bull. Soc. géol. Fr., 4e sér., 5 (2) : 115-134.
- Snow, R., 1955. Problems of phyllotaxis and leaf determination. Endeavour, 14: 190-199.
- Stone, B. C., 1976. The Pandanaceae of the New Hebrides. Kew Bull., 31: 47-70.
- Van Tiegнем, Р., 1884. Traité de Botanique. Paris.
  - 1918. Eléments de botanique, 5e éd. rev. et corr. par J. Costantin. Paris.

Manuscrit déposé le 8 février 1979.